Vestnik zoologii, **36**(4): 47–54, 2002

УДК 597.8

МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ ЗЕЛЕНЫХ ЛЯГУШЕК *RANA ESCULENTA* COMPLEX (AMPHIBIA, RANIDAE) ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

О. Д. Некрасова

Институт зоологии НАН Украины. ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 7 марта 2001

Межвидовая изменчивость и полиморфизм окраски зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций. Некрасова О. Д. — Выделены 8 фенетических признаков, характеризующих окраску, рисунок тела и конечностей зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*. По своему значению большая часть фенетических признаков гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) занимает промежуточное положение между родительскими видами, хотя по отдельным признакам они ближе к одному из родительских видов, что вызвано доминантно-рецессивными взаимодействиями генов, определяющих окраску. Показано, что уровень флуктуирующей асимметрии дорсальных пятен у гибридов превосходит показатели родительских видов. Доказана возможность использования видоспецифичных признаков окраски и рисунка тела в диагностике родительских видов и гибридов.

Ключевые слова: межвидовая изменчивость, полиморфизм окраски, гибриды, *Rana esculenta* complex.

Interspecific Variability and Colouring Polymorphism of Green Frogs *Rana esculenta* Complex (Amphibia, Ranidae) in Hybrid Populations. Nekrasova O. D. — 8 phenetic traits have been distinguished featuring colour, body and limb pattern of green frogs *Rana esculenta* complex. Mostly phenetic traits of hybrids (*R. lessonae*×*ridibunda*) occupy an intermediate position between paternal species, although particular traits may be nearer to one of the paternal species caused by dominant-recesive gene interactions, determining the colouring. It is shown, that the level of fluctuating asymmetry of dorsal spots in hybrids exceed indexes of paternal species. Evidence is given of possibility the of use of species specific colour traits and body pattern in the diagnostics of paternal species and hybrids.

Key words: interspecific variability, colour polymorphism, hybrids, *Rana esculenta* complex.

Введение

Вопросы сопряженности изменчивости фенотипических и генотипических признаков всегда привлекали внимание исследователей, работающих в области эволюционной и популяционной зоологии. Особый интерес вызывает характер наследования и изменчивости морфологических структур у гибридов. Это вызвано как практической необходимостью надежной идентификации гибридов, так и теоретическим интересом, связанным с анализом проблемы устойчивости морфогенеза у особей с необычными генотипическими сочетаниями, а также значимости репродуктивной изоляции в процессе видообразования.

Одним из модельных объектов изучения процессов гибридизации у позвоночных животных является западнопалеарктический комплекс зеленых лягушек, состоящий в Украине из двух гибридизирующих видов — озерной (*R. ridibunda* Pall., 1771) и прудовой (*R. lessonae* Camerano, 1882) лягушек. Главной особенностью гибридов между этими двумя видами (*R. lessonae*×*ridibunda*) является полуклональное размножение, для которого характерно элиминация в мейозе гибридов генома одного из родительских видов. В результате наследуется только один из родительских геномов, и при скрещивании гибридов либо воссоздаются родительские виды, либо при возвратном скрещивании вновь образуются гибриды, которые в данном регионе определены как аллодиплоиды (Межжерин, Морозов-Леонов, 1997; Морозов-Леонов, 1998).

В предыдущей работе (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001) нами проведено исследование изменчивости размеров задних конечностей у зеленых лягушек с целью выделения приоритетных признаков, диагностирующих гибриды (*R. lessonae*×*ridibunda*) и родительские виды. Задачей настоящего исследования явился анализ дискретных признаков окраски и рисунка тела гибридных популяций, которые в отечественной литературе принято называть фенами (Яблоков, 1987). Окраска и рисунок

тела представителей западнопалерктического комплекса зеленых лягушек в принципе описывались, но в литературе имеются только ограниченные сведения о различиях видов по степени пигментации брюха и окраски тела (Бергер, 1976; Терентьев, 1950; Berger, 1988 и др.).

Материал и методы

Основой для работы послужил материал, собранный в Киеве и окрестностях автором совместно с сотрудниками Отдела эволюционных и генетических основ систематики Института зоологии НАНУ в 2000 г. Обработано 217 половозрелых зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta* s. l. Окраску и рисунок тела лягушек определяли прижизненно (в лабораторных условиях при одинаковой температуре и освещенности), а ряд мелких деталей уточнялся впоследствии по цветным фотографиям.

Таксономическая принадлежность отдельных особей лягушек определена по биохимическим генным маркерам (Ldh-B, Aat-1 и Aat-2). Установлено, что 44 особи были прудовыми лягушками *R. lessonae,* 113 — озерными лягушками *R. ridibunda* и 60 экз. — гибридами (*R. lessonae*×*ridibunda*, представлены самками и самцами).

Фенетические признаки анализировались поэтапно (Баранов, 1984), при этом вначале выделялись фон и целостные структуры, а затем анализировались изменчивость деталей (рис. 1, 2). На этом основании выделены 8 качественных и количественных признаков, которые помогли определить морфологическую специфику родительских видов и гибрида (*R. lessonae*×*ridibunda*): 1) общий фон тела; 2) число, относительный размер и форма дорсальных пятен (оценивалась левая и правая части спины); 3) дорсально-медиальная полоса (фен «striata»); 4) количество основных полос (или пятен) на передних конечностях и их положение; 5) количество основных полос (или пятен) на бедрах; 6) количество основных полос (или пятен) на голени; 7) количество основных полос (или пятен) на задних конечностях (включая бедра, голень и предплюсну до V пальца); 8) пигментация нижней части тела лягушек.

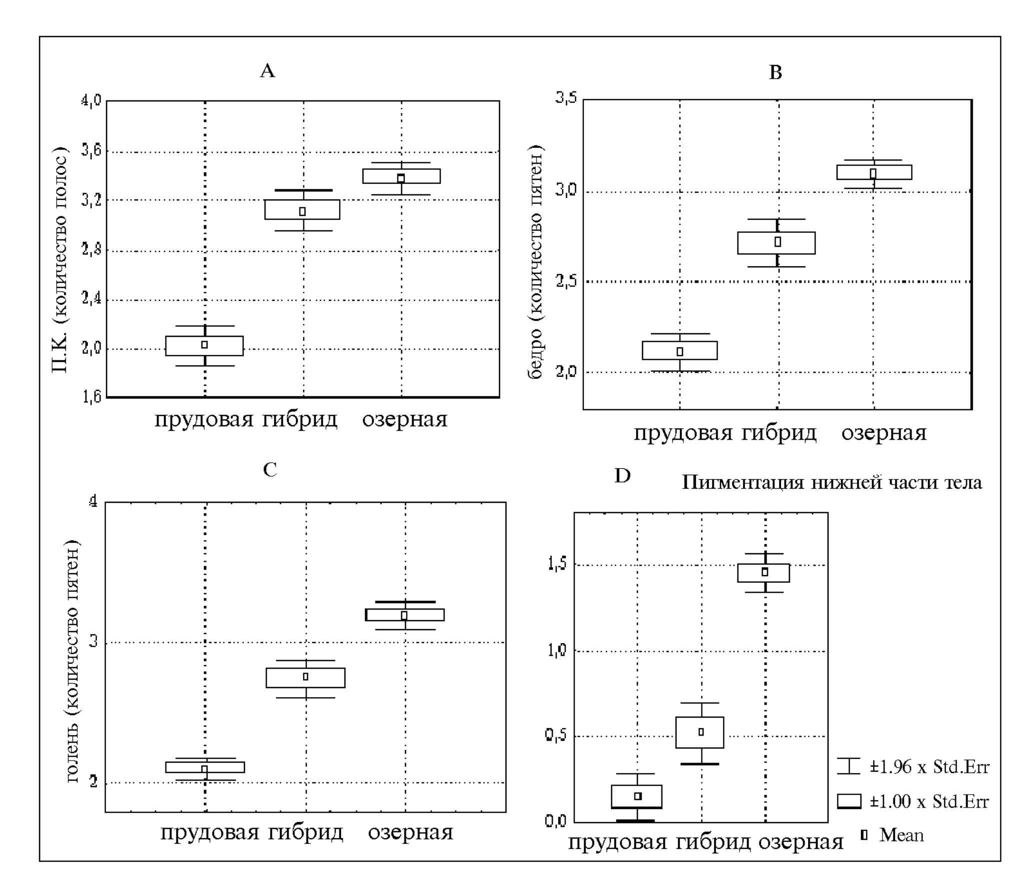


Рис. 1. Среднее значение (Mean), стандартная ошибка среднего (Std. Err.) и доверительный интервал (1,96×Std. Err.) основных фенетических показателей представителей *Rana esculenta* complex (A: П.К. — передние конечности; D: 0 — отсутствие пигментации; 1 — слабая пигментация; 2 —сильная пигментация.

Fig. 1. Mean values (Mean), standard error of mean (Std. Err.) and confidence interval (1,96×Std. Err.) phenetic traits in hybrids and paternal species *Rana esculenta* complex.

Результаты

Фоновая окраска у озерной лягушки *R. ridibunda* достаточно изменчива и в окрестностях Киева встречаются лягушки с окраской от светло-зеленой до темно-коричневой. Причем в популяциях этого вида преобладают лягушки с зеленым и зелено-коричневым цветом тела (табл. 1). Среди зелено-коричневых лягушек больше половины коричневых особей с зеленой мордой (почти в 2 раза больше, чем чисто коричневых). Прудовые лягушки *R. lessonae* чаще всего окрашены в ярко-зеленый цвет и только около 18% особей имеют зелено-коричневую окраску (из них большинство зеленые особи с коричневой спиной и конечностями). Причем у всех лягушек в той или иной степени присутствует зеленый цвет. Гибриды (*R. lessonae*×*ridibunda*) характеризуются промежуточным типом окраски, хотя и более похожим на общий фон окраски прудовой лягушки. Фактор влияния принадлежности особей к тому или иному генетическому типу на изменчивость фоновой окраски тела оказался высоко достоверным и составил 12% от изменчивости этих признаков ($\eta^2 = 0,12 \pm 0,008$; $p < 0,001$).

Исходя из того, что гибриды (*R. lessonae*×*ridibunda*) имеют промежуточное соотношение типов окраски без резкого преобладания цвета, характерного для одного из родителей, можно заключить, что по данному признаку у представителей этого комплекса полного доминирования не наблюдается. Есть только тенденция к неполному доминированию зеленого фона над коричневым.

Пигментация и рисунок спины. Изменчивость окраски спины зеленых лягушек можно охарактеризовать двумя группами признаков: 1) наличие–отсутствие светлой полосы на спине вдоль позвоночника; 2) число и форма дорсальных пятен (с левой и правой стороны от позвоночника).

Около 80% особей *R. ridibunda* имеют дорсальную полосу (табл. 2). При этом у большей части озерных лягушек (около 4/5 из числа полосатых) наблюдаются отклонения в ее строении (неодинаковая ширина, волнистые края, неоднородная по строению и др.). Из них более трети имеют зигзагообразную или прерывистую асимметричную полосу. Доля полосатых особей среди прудовых лягушек составляет 97%, что достоверно выше ($t = 2,45$; $p < 0,05$), чем среди озерных лягушек. У большинства особей дорсальная полоса не доходит до конца морды. При этом прудовых лягушек с асимметричной полосой меньше, чем других представителей зеленых лягушек. Среди половозрелых гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) полоса была встречена у всех особей без исключения. У неполовозрелых особей 2,2% особей не имеют полосы. Влияние генетического фактора

Таблица 1. Частота встречаемости цветовых вариантов фона тела у лягушек разных генетических типов, %
Table 1. Frequency of body background colouring variants in frogs of different genetic types, %

Генетический тип	Фоновая окраска тела		
	зеленая	зелено-коричневая	коричневая
R. ridibunda	42,7±4,7	43,7±4,7	13,6±3,25
Гибриды	59,6±6,4	38,6±6,4	1,8±1,8
R. lessonae	82,2±7,2	17,9±7,2	0

Таблица 2. Частота встречаемости особей с дорсальной полосой у лягушек разных генетических типов, %
Table 2. Frequency of individuals with dorsal stripe in frogs of different genetic types, %

Генетический тип	Без полосы	С полосой		
		всего	нормальная	зигзагообразная
R. ridibunda	19,6±3,7	80,4±3,7	52,7±4,7	27,7±4,2
Гибриды	0	100	78,0±5,3	22,0±5,3
R. lessonae	2,7±2,4	97,3±2,4	83,8±5,6	13,5±5,2

и в этом случае статистически достоверно, так же как и в предыдущем случае ($\eta^2 = 0{,}12 \pm 0{,}004$; $p < 0{,}001$).

Известно, что наличие полосы обусловлено доминантным, а ее отсутствие рецессивным аллелем аутосомного локуса (Berger, Smiekiwski, 1982; Ищенко, 1978), что подтверждается и в данном случае отсутствием бесполосых особей среди гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*).

Число дорсальных пятен у озерной лягушки колеблется от 4 до 31 (табл. 3). При этом около половины лягушек имеет 8–13 пятен. Зеленые и зелено-коричневые особи характеризуются наибольшим разнообразием числа и размеров пятен. Около 80% особей имеют пятна среднего и крупного размера. Цвет пятен варьирует от зеленого до черного. По количеству и выраженности пятен гибриды (*R. lessonae*×*ridibunda*) не отличаются от озерной лягушки. Число пятен у гибридов колеблется от 6 до 24, составляя у большинства 10–14. Прудовая лягушка по изменчивости этого признака достоверно отличается от озерной лягушки и гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*). Дорсальных пятен у нее меньше и их число колеблется от 2 до 20 (80,7% лягушек этого вида имеет 6–9 пятен). Крупные пятна встречаются только у 14% особей. Некоторые пятна сливаются, образуя лентовидные, V-образные или треугольные скопления.

На фоне распределения числа пятен очень убедительно выглядит достоверное повышение уровня флуктуирующей асимметрии окраски у гибридов по сравнению с обоими родительскими видами. Показатель асимметрии, оцененный как дисперсия разности между числом пятен на правой и левой сторонах тела, у гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) оказался выше в 5 раз. Это обстоятельство может рассматриваться как свидетельство дестабилизации генетического гомеостаза (Lerner, 1954) у гибридов.

Пигментация нижней части тела (табл. 4). Виды зеленых лягушек традиционно диагностировались по степени пигментации нижней части тела. При этом наличие многочисленных черных пятен указывало на принадлежность особи к *R. ridibunda*, а их отсутствие — к *R. lessonae*. И действительно, влияние генетического фактора на варьирование этого признака у представителей зеленых лягушек оказалось гораздо сильнее ($\eta^2 = 0{,}45 \pm 0{,}05$; $p < 0{,}001$), чем по проанализированным выше признакам. Более 95% озерных лягушек имеют пигментированное брюхо и горло, тогда как у прудовых лягушек доля таких особей

Таблица 3. Изменчивость числа дорсальных пятен у лягушек разных генетических типов, а также уровень их флуктуирующей асимметрии

Table 3. Variability of number of dorsal spots in frogs of different genetic types, and also level of their fluctuating asymmetry

Количество дорсальных пятен	*R. ridibunda*	Гибриды	*R. lessonae*
По обеим сторонам	13,2±0,5	13,1±0,56	10,1±0,52
Справа	13,2±0,5	13,3±0,61	10,0±0,54
Слева	13,2±0,51	13,0±0,53	10,2±0,51
$\sigma^2_{Асим.}$	0,51	2,7	0,54

Таблица 4. Частота встречаемости особей с разной степенью пигментации нижней части тела у лягушек трех генетических типов, %

Table 4. Frequency of individuals with different throat and belly pigmentation degree in frogs of three genetic types, %

Генетический тип	Отсутствие пигментации	Слабая пигментация	Сильная пигментация
R. ridibunda	5,6±2,2	44,4±4,8	50±4,8
Гибриды	58,5±6,7	32,1±6,3	9,4±3,9
R. lessonae	85,2±6,8	14,8±6,8	0

Таблица 5. Среднее число полос на конечностях у лягушек разных генетических типов и влияние генетического фактора (η^2) на их изменчивость

Table 5. Average number of stripes on limbs in frogs of different genetic types and influence of genetic factor (η^2) on their variability

Расположение полос	*R. ridibunda*	Гибриды	*R. lessonae*	$\eta^2 \pm$ m
На передней лапе	3,36±0,06	3,12±0,08	1,97±0,09	0,40 ± 0,006
На бедре	3,08±0,04	2,71±0,07	2,12±0,05	0,41 ± 0,006
На голени	3,18±0,05	2,74±0,07	2,1±0,04	0,45 ± 0,005
На задней лапе, включая плюсну	10,48±0,1	9,85±0,15	8,0±0,1	0,45 ± 0,005

Таблица 6. Доля диагностируемых особей родительских видов и гибридов при разных комбинациях признаков

Table 6. Ratio of diagnosed individuals of paternal species and hybrids according to different traits combinations

Признак *	Надежность дискриминации, %			
	R. lessonae	гибриды	*R. ridibunda*	в целом
5 признаков: количество пятен на спине и конечностях (№ 5, 6, 7)	90,9	25	93,8	74,2
Все 8 фенетических признаков	90,9	61,7	92	83,4

* Включая положение пятен на передних конечностях.

Таблица 7. Показатели изменчивости основных количественных признаков окраски у трех генетических типов лягушек

Table 7. Variability Indexes of basic quantitative colour traits in three genetic frogs types

Признак	*R. lessonae*		Гибриды		*R. ridibunda*	
	σ^2	CV, %	σ^2	CV, %	σ^2	CV, %
Пятна на спине	11,59	34	18,15	32,4	27,46	39,71
Полосы:						
на передних конечностях	0,32	29,0	0,4	20,4	0,43	19,59
на задних конечностях	0,44	8,3	1,25	11,3	1,19	10,43
на бедре	0,12	16,0	0,28	19,6	0,17	13,37
на голени	0,07	12,0	0,27	18,8	0,25	15,64

незначительна (14,5%). Среди гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) частота встречаемости особей с пятнистым брюхом имеет промежуточное значение и несколько смещена в сторону прудовой лягушки (около 60% особей этого вида имеют чисто белое брюхо).

Считается, что у лягушек белая окраска нижней части тела является доминантным, а пятнистость рецессивным признаком (Боркин, Тихенко, 1979). Отсутствие пигментации нижней части тела гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) в общем подтверждает это положение, хотя промежуточный характер наследования все же свидетельствует о неполном доминировании.

Пигментация и рисунок конечностей. По числу пятен и их положению на передних конечностях прудовая лягушка достоверно отличается от озерной и от гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*), которые по этим признакам друг от друга не отличаются (табл. 5). По количеству пятен на задних конечностях (признаки — № 5, 6, 7, см. «Материал и методы») все представленные генетические типы лягушек друг от друга достоверно отличаются ($p<0{,}001$). На передних конечностях у большинства особей прудовой лягушки обычно бывает 1–2, на бедре и голени — 2, на задних конечностях — 8 основных пятен. У озерной лягушки на передних лапах, бедре и голени чаще всего встречаются 3 полосы, а на задней конечности обычно бывает 10 полос. Распределение числа полос у гибридов очень похоже на распределение этих признаков у озерной ля-

гушки. Дисперсионный анализ показал, что влияние генетического фактора на изменчивость этих признаков высоко достоверно (табл. 5).

Обсуждение

Особенности наследования фенетических признаков у гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*). Как и следовало ожидать, по особенностям окраски тела гибриды в основном представлены особями с промежуточными показателями, по сравнению с родительскими видами (рис. 1). Однако характер этого проявления не аддитивен, а мозаичен. Это значит, что строго промежуточный характер наследования не проявляет ни один из признаков, а переходный гибридный фенотип формируется за счет сочетания особенностей окраски родительских видов. С одной стороны, по преобладанию среди гибридов особей с депигментированным низом тела и наличию дорсальной полосы они приближаются к прудовой лягушке, а с другой — по большому числу пятен на спине и конечностях они подобны озерной лягушке. Вероятнее всего, причиной такой мозаичности является равное распределение доминантных генов, кодирующих окраску, между двумя родительскими видами.

Следует подчеркнуть, что установленный характер наследования признаков у гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) во многом специфичен для Приднепровья. Особенности окраски у зеленых лягушек по ареалу претерпевают существенные изменения, например в Швеции все особи *R. lessonae* имеют коричневую окраску спины, то есть согласно существующим эмпирическим обобщениям являются носителями рецессивных генов (Боркин, Тихенко, 1979).

Диагностика гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) и родительских видов. На практике диагностика осуществлялась по окраске нижней части тела и цвету резонаторов у самцов. Так, у озерной лягушки они темные, у гибридов — серые, а у прудовой лягушки — почти белые. Однако определенную диагностическую ценность представляют и другие признаки, прежде всего, характер полос на конечностях и их положение. У большинства особей прудовой лягушки на передних конечностях имеется две основные полосы, расположенные продольно, тогда как у гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*) и особей озерной лягушки три и более полосы расположены в основном перпендикулярно (рис. 2). Дискриминантный анализ показал, что с помощью количественных пяти признаков наиболее четко диагностируются родительские виды. Так, доля правильно классифицированных особей среди озерных лягушек составляет 93,8%, среди прудовых — 90,9%, среди гибридов — 25% (по выше перечисленным признакам они занимают промежуточное положение, табл. 6). Общее количество правильно классифицированных животных составляет 74,2%. При применении всех 8 фенетических признаков эта доля увеличивается до 83,4%. Таким образом, у выше перечисленных признаков диагностическая ценность ниже, чем по морфометрическим показателям задних конечностей, где доля правильно определенных особей в гибридных популяциях по некоторым признакам приближается к 99% (Некрасова, Морозов-Леонов, 2001).

Стабильность развития гибридов (*R. lessonae*×*ridibunda*). Априорно можно предполагать, что гибриды обладают наибольшей изменчивостью признаков и нарушением стабильности развития. Об этом в данном случае могут свидетельствовать 3 показателя: индивидуальная изменчивость, асимметричность признаков, расположенных на билатеральных структурах и нарушение проявления признаков (фенодевиации). Тем не менее, зеленые лягушки в среднем имеют одинаковую изменчивость по указанным выше признакам. Наиболее изменчивым признаком у них является количество пятен на спине. По количе-

ству пятен на задних конечностях (в том числе бедре и голени) коэффициент вариации у гибрида (*R. lessonae×ridibunda*) самый большой. Порядок расположения коэффициента вариации (CV) признаков (ранг) у прудовой лягушки и гибрида соблюдается одинаковый, у озерной лягушки он нарушается только в зависимости от количества полос на бедре и на голени (табл. 7).

Было выяснено, что у гибридов (*R. lessonae×ridibunda*) дисперсия разности количества пятен между двумя сторонами тела наиболее высокая, что говорит о возможности нарушения у них стабильности развития. Но, тем не менее, по доле особей с асимметричной (зигзагообразной, прерывистой) дорсальной полосой гибрид занимает промежуточное положение. Самое большое количество таких особей у озерной лягушки, что, по-видимому, связано с состоянием биотопов, в которых, несмотря ни на что, некоторые особи озерной лягушки выживают (разная биотопическая приуроченность представителей зеленых лягушек).

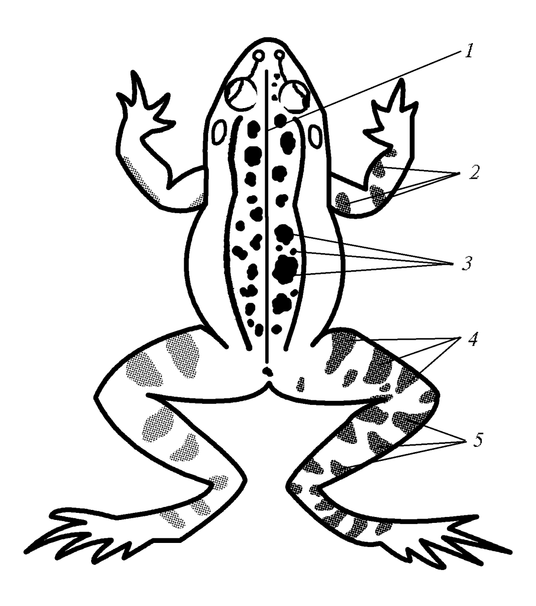


Рис. 2. Схема основных морфологических признаков зеленых лягушек (правая половина — озерная лягушка *Rana ridibunda*; левая половина — прудовая лягушка *R. lessonae*): *1* — дорсально-медиальная полоса; *2* — основные полосы (или пятна) на передней конечности; *3* — дорсальные пятна; *4* — основные полосы (или пятна) на бедре; *5* — основные полосы (или пятна) на голени.

Fig. 2. Scheme of basic morphological traits of green frogs (right half — *Rana ridibunda*; a left half of frog — *R. lessonae*): *1* — dorsal stripe; 2 — basic stripes (or spots) on front limb; *3* — dorsal spots; *4* — basic stripes (or spots) on femur; *5* — basic stripes (or spots) on tibia.

Озерная лягушка является молодым и наиболее экологически пластичным видом (Терентьев, 1950). Соответственно можно предположить, что наиболее распространенные виды, обитающие как в естественных, так и антропогенных ландшафтах с различной степенью загрязнения и трансформации, каким является *R. ridibunda,* будут характеризоваться наибольшим полиморфизмом (Ищенко, 1978). Это подтверждают и полученные данные. Озерная лягушка по всем выше приведенным показателям, кроме количества различных цветовых вариаций фона тела, наиболее полиморфна в данных популяциях. Прудовая лягушка, напротив, обладает меньшим количеством морф. Гибрид и по этому показателю занимает промежуточное положение, но по основным количественным признакам он наиболее сходен с озерной лягушкой.

Только используя основные диагностические признаки в комплексе: фенетические, морфометрические (учитывая границы изменчивости некоторых индексов), форму внутреннего пяточного бугра, положение голеностопных сочленений, возможно точное определение таксономического статуса зеленых лягушек по внешним морфологическим признакам.

Автор выражает искреннюю признательность С. В. Межжерину и С. Ю. Морозову-Леонову за оказанную помощь.

Баранов А. С. Фенетический анализ структуры вида (на примере изучения окраски прыткой ящерицы — Lacerta agilis L.) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1984. — 50 с.

Бергер Л. Является ли прудовая лягушка Rana esculenta обыкновенным гибридом? // Экология — 1976. — № 2. — С. 37–43.

Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности Rana lessonae на северной границе ареала // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1979. — **89**. — С. 18—54.
Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. — М. : Наука, 1978. — 147 с.
Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Диффузии генов в гибридных популяциях зеленых лягушек Rana esculenta L., 1758 complex (Amphibia, Ranidae) Приднепровья // Генетика. — 1997. — **33**, № 3. — С. 358—364.
Морозов-Леонов С. Ю. Генетичні процеси в гібридних популяціях зелених жаб (Rana esculenta L. complex) України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1998. — 16 с.
Некрасова О. Д., Морозов-Леонов С. Ю. Диагностика лягушек комплекса Rana esculenta (Amphibia, Ranidae) в гибридных популяциях Приднепровья // Вестн. зоологии. — 2001. — **35**, № 5. — С. 45—50.
Терентьев П. В. Лягушка. — М. : Сов. наука, 1950. — 354 с.
Яблоков А. В. Популяционная биология. — М. : Высш. шк., 1987. — 303 с.
Berger L. Principles of studies of European water frogs // Acta zool. cracoviensia. — 1988. — **31** (21). — P. 563—580.
Berger L., Smiekiwski J. Inheritance of Vertebral Stripe in Rana ridibunda Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia–Reptilia. — 1982. — 3. — P. 145—151.
Lerner I. M. Genetic Homeostasis. — Edinburgh : Oliver, Boyd, 1954. — P. 154.